中華農業研究 (Jour. Agric. Res. China) 36(2)：137～150 (1987)

秈稻細胞質雄不稔稔性恢復基因之遺傳分析[1]

黃眞生 曾東海 陳治官[2]

摘要 為尋求細胞質雄不稔性的稔性恢復基因之可用性及瞭解稔性恢復基因的遺傳行為，以便直接利用或供為轉移稔性恢復基因至其他優良品種或稉稻品種（系）之參考，將 Zhen Shan 97A (WA)、V20A (WA) 兩個細胞質雄不稔品種和具有稔性恢復能力的臺農秈育172、178兩品系雜交，所得四個組合的F_1、F_2，調查其結實率、花粉率、莖基色、稃尖色、柱頭色、內外穎顏色等性狀。結果顯示：同屬WA型之兩個細胞質雄不稔母本與同一父本雜交所得F_1及F_2的稔性恢復之遺傳方式有相似之趨勢，但同一不稔系與不同父本雜交時之恢復稔性有不相似之遺傳行為。以酒井氏的遺傳變方估算稔性恢復基因對數，臺農秈育 178可能最少具有四對顯性之稔性恢復基因，臺農秈育 172可能至少具有三對顯性稔性恢復基因參與。這些稔性恢復基因推測具有互補及加性作用，即僅有一個顯性基因時無有效的恢復能力，即花粉稔性低於45%，有二個顯性基因時可恢復稔性45%至91%左右，而有三個或三個以上之顯性基因時，其稔性可完全恢復如父本者。根據此假設，以三對和四對基因的理論分離比與供試之四組F_2集團的實測值比較，結果顯示花粉率的分離狀況與假設之條件相當符合，結實率的分離狀況亦大致符合。F_2集團的花粉率與結實率有極顯著的相關，莖基色與稃尖、柱頭色有緊密的連鎖關係，重組合值介於1.6%至8.1%之間，而莖基色與花粉率、結實率是互相獨立的，內外穎顏色與花粉率、結實率亦無可信賴的相關。

利用細胞質雄不稔品系育成的雜種水稻，已有經濟栽培成功的事例[9,13]，證實了自交作物之水稻利用雜種優勢的可行性[14,15]。過去 WA 型細胞質雄不稔品系的稔性恢復親，都是從現有品種中以檢交F_1的稔實率篩選獲得。不論是不稔系或稔性恢復系都是熱帶性品種，對本省環境不儘適合。最近由於過去累積的經驗，稔性恢復親的篩檢方向已轉向到本省育成品系。這些品系是由稔性恢復品種間之雜交、稔性恢復品種與不具稔性恢復能力但有其它優良特性之品種間雜交、甚至稔性恢復品種與細胞質雄不稔品系間的雜交或複交組合的後代選出者[3,8]；大都具有較佳的適應性，病蟲害的抵抗性也較強。筆者等以WA 型細胞質雄不稔性為對象，由育成秈稻品系中檢交篩選到31個品系，具有良好的稔性恢復能力[3,4]，供為進一步研究它們與雄不稔品系的組合力，選育有實用價值的雜種水稻品種，或供進一步改良用的中間親本，或累積可能的稔性恢復基因和其它優良特性用。由於控制細胞質雄不稔稔性的恢復基因可能不只一對[7,8,12,16]，所以瞭解這些育成品系的稔性恢復基因之數目及遺傳行為，對其實際運用，特別是作中間親本進一步改良或轉移其稔性恢復能力於其它優良品種（系），甚至轉移至稉稻品種（系），有提高稔性恢復系育種的效率和實質應用之重要性。又 WA型細胞質在不同基因背景的雄不稔品系，對同一稔性恢復品系的反應，可能有組合力之不同所帶來的差異[2]。本試驗乃選用具WA 型細胞質之兩個雄不稔品系和兩種新育成的稔性恢復品系為雜交親本，查驗其後代的稔性恢復能力如何遺傳，探討可能參與的基因數和其他性狀之遺傳行為，以供爾後深入探討或實際育

1.臺灣省農業試驗所 研究報告第1332號。

2.臺灣省農試所農藝系研究員、助理研究員、助理研究員。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

種之參考。

材料與方法

一、試驗材料：父母本品種 4 個及其F_1、F_2共12個集團。

母本：Zhen Shan 97A及V20A，兩者皆是國外引進的WA型細胞質雄不稔秈稻品系，其不稔性比較穩定且都具有紫色的莖基部、稃尖及柱頭。

父本：臺農秈育172，其親源爲嘉農秈11/IR30//Milyang 23。另一父本爲臺農秈育178，其親源爲 BG 352/ 臺中秈 3 。兩者皆是本省育成品系且已於民國73年的檢交，證實具有恢復 Zhen Shan 97A細胞質雄不稔稔性之能力。

供試之兩個不稔品系與兩個稔性恢復品系兩兩雜交，共獲得四種雜交組合的F_1、F_2加四個親本共12個集團參試。

二、試驗方法：

本試驗於民國74年第二期作於省農業試驗所試驗田進行。

1.取樣及調查：

親本及F_1各種植五行，由中間之24株取樣調查；F_2集團各種植約400株，由其中取樣324株調查。所有供試材料都單本植，行距30公分，株距15公分。調查項目是花粉稔性、結實率、莖基色、稃尖色、柱頭色、內外穎顏色等。每株編號定位調查。莖基色、稃尖色及柱頭色於抽穗開花時在田間調查，調查部位呈紫色者爲1,無紫色者爲 0 。花粉稔性於抽穗期每株逢機取將開花之小枝梗一枝，約20至30個穎花，帶回實驗室後再剪取隔日開花之穎花 3 個，分別取花藥置於載玻片，點加0.2%碘液（I_2, KI）以解剖針切割釋花粉於碘液中染色，隨即以顯微鏡（x100）檢查計數花粉粒數，每樣品計數不同觀察位共約200個花粉粒的染色情況。據岡氏[5]之方法將花粉內澱粉呈色之程度，分成花粉圓大或中大且呈粽或深黑色者爲正常花粉，形狀皺縮、無色或圓但小型且呈色淡者爲不稔花粉等兩類，最後計算正常花粉率（正常花粉＼花粉總數）。親本及F_1各調查 7 至10株，F_2每集團各調查 300 株以上。結實率於成熟後每株逢機取二穗帶回實驗室調查，結實粒（含不飽滿者）佔總粒數之比值爲調查值。內外穎顏色以取樣回來調查結實率的成熟飽滿種子進行肉眼觀察，其標準以兩雜交親本之穎色相對差異程度而定，每一樣品由兩人分別判讀之數值平均得之。親本的內外穎顏色以 Zhen Shan 97A最深（褐黃），臺農秈育172次之，V20A再次之，臺農秈育178最淺（淡黃）。

2.統計分析：

花粉率和結實率的調查值先以10之組幅統計各組稔性之頻度，藉以探察稔性恢復基因表現型的分離狀況，爲進一步分析之參考。由於此兩性狀爲數量性，但雜交第一代表現完全顯性，故以酒井氏[6]修正 Castle-Wright 估計基因對數的方法，估算其基因數；由於此兩項數據具有二項分布的性質，其機差分布爲非常態，故進行酒井氏之遺傳變方時，先經角度或反正弦轉換（Angular or Arcsin transformation）以標準化。花粉率、結實率及內外穎顏色之關連以各雜交 F_2 世代分別以相關迴歸統計之。花粉率及結實率與質量性狀之莖基色、稃尖色、柱頭色等之連鎖則由F_2樣品值雙向頻度分類後，以卡方（Chi-square）之獨立性或連鎖分離比的適合度測驗分析；當進行卡方測驗而自由度爲 1時，卡方值計算須經連續校正。

結果與討論

供試材料的花粉率、結實率、內外穎顏色等性狀之平均值、標準機差及各親本和F_1的莖基色、稃尖色、柱頭色列於表 1 。兩個細胞質雄不稔品系，即 Zhen Shan 97A及V20A 的花粉率皆爲0.00，結實率各爲10.00%及14.50%；而莖基色、稃尖色和柱頭色皆爲紫色。臺農秈育172及178的花粉率各爲91.60%及98.70%，結實率各爲74.80%及75.60%，而莖基部均爲綠色，稃尖無紫色，柱頭爲白色

表1. 二個水稻雄不稔系、二個稔性恢復系及其F_1及F_2各性狀之平均及標準機差 (TARI, 1985)

Tab. 1. Mean and standard error of investigated traits of 2 CMS, 2Rf rice varieties and their F_1 s and F_2 s.

Parents and Cross Combination	Pollen Fertility (%)		Spikelet Fertility (%)		Lemma-Pelea Color	Basal-leaf Color		Apiculus[2] Color		Stigma[2] Color	
	Sample Number	Mean± S. E. [1]	Sample Number	Mean± S. E. [1]	Mean± S. E.	Purple	Green	Purple	Yellow	Purple	White
Zhen Shan97A (P_1)	10	0.00± 0.00	11	10.00± 4.28	9.00±0.00	11	0	11	0	11	0
V20A (P_2)	8	0.00± 0.00	10	14.50±10.13	3.00±0.00	10	0	10	0	11	0
Tainung Sen Yuh 172 (P_3) (TNGSY 172)	10	91.60± 5.99	12	74.80± 4.77	6.00±0.00	0	12	0	12	0	12
Tainung Sen Yuh 178(P_4) (TNGSY 178)	10	98.70± 2.49	12	75.69± 4.76	0.00±0.00	0	12	0	12	0	12
P_1/P_3 F_1	7	94.85± 5.16	23	75.99± 6.04	3.78±1.86	23	0	23	0	23	0
P_1/P_3 F_2	311	77.46±22.96	324	72.59±15.76	4.14±2.20	239	85	231	89	231	89
P_1/P_4 F_1	7	90.82± 5.23	9	89.41± 3.94	4.00±1.50	9	0	9	0	9	0
P_1/P_4 F_2	314	88.32±15.22	322	76.59± 9.43	4.21±2.19	223	97	219	102	219	102
P_2/P_3 F_1	10	93.70± 4.98	24	79.48± 1.18	5.38±0.65	24	0	24	0	24	0
P_2/P_3 F_2	316	74.07±24.43	321	65.07±15.14	4.73±0.86	242	79	237	83	237	83
P_2/P_4 F_1	7	94.28± 6.17	20	83.81± 6.77	1.00±0.32	20	0	20	0	20	0
P_2/P_4 F_2	316	88.58±15.16	322	77.32±11.35	1.11±0.58	242	78	223	97	223	0

[1] Calculated after scale transformation by arcsin.

[2] Observed number of plants.

。內外穎顏色以四個親本相對比值， Zhen Shan 97A 為 9，臺農秈育172為6, V20A為3,臺農秈育178為0。供試雜種F_1的莖基色、稃尖色和柱頭色都呈紫色，顯示紫色在這些部位的表現是顯性的；其內外穎顏色則有偏向父本的趨勢。

稔性恢復基因的作用性質

臺農秈育172可恢復Shen Shan 97A的花粉率至94.85% (F_1) ，結實率至75.99% (F_1) ，可恢復V20A的花粉率至93.70% (F_1) ，結實率至79.48% (F_1) ；臺農秈育178可恢復 Zhen Shan 97A的花粉率至90.82% (F_1) ，結實率至89.41% (F_1) ，而可恢復 V20A的花粉率至 94.28% (F_1) ，結實率至83.81% (F_1) 。除以臺農秈育178為父本組合F_1的花粉率較原父本稍低外，雜交F_1的花粉率和結實率都較其父本為高，且由此 4 個F_2集團的個體樣品計算花粉率與結實率間的相關（如表 6 和圖 3 ）結果顯示：Zhen Shan 97A/臺農秈育172 F_2 集團的花粉率和結實率的相關係數為 0.7358，其相關分布的迴歸方程式為$Y=29.2546+0.5571X$；Zhen Shan 97A/ 臺農秈育178 F_2集團的花粉率和結實率的相關係數為0.4452，其相關分布的迴歸方程式為 $Y=49.2532+0.3137X$ ；V20A/臺農秈育

172 F_2集團二性狀間的相關係數為0.7613，其相關分布的迴歸方程式為$Y = 26.3436 + 0.5198X$；V20A/臺農秈育178 F_2集團二性狀的相關係數為 0.5422，其相關分布的迴歸方程式為$Y = 35.4986 + 0.4714X$，皆達極顯著之水準，顯示供試的稔性恢復親均具有完全顯性的稔性恢復基因、且其作用是孢子體型而非配子體型，與前人報告符合 (7,8,16)。

圖 1 之各組合F_2花粉率的頻度分布顯示，臺農秈育178為父本組合的頻度分布皆較以臺農秈育172為父本組合者偏於高花粉粒之方向，且與親本間差異的趨勢一致；母本相同二組合的頻度分布差異甚大，但父本相同二組合的頻度分布則較相似，顯示具稔性恢復系統的父本對稔性頻度的分布有擧足輕重的影響力。各組合F_2結實率的頻度分布（圖 2）趨勢一如花粉率，臺農秈育 178 為父本組合的頻度

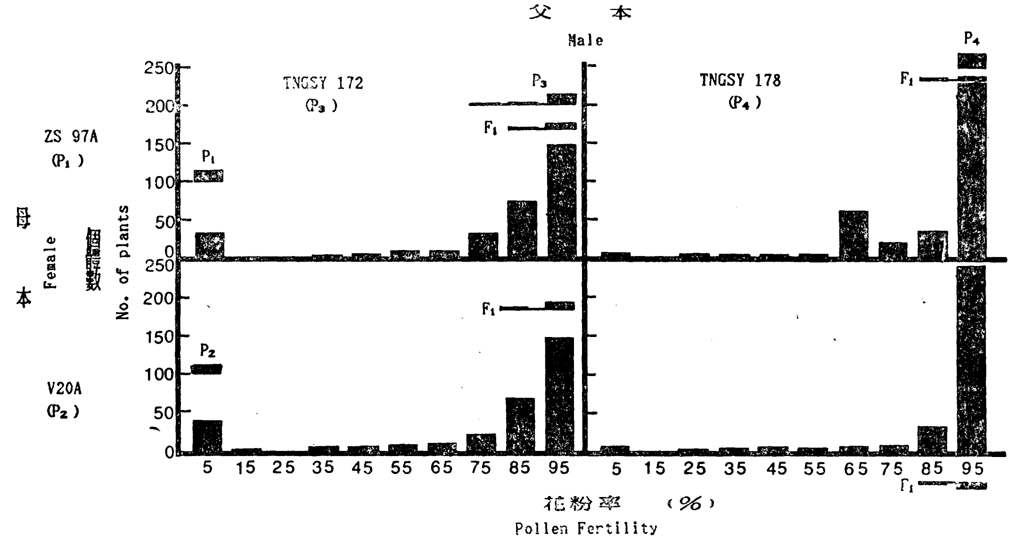

圖1. 稻雄不稔系與稔性恢復系雜交的四個F_2集團花粉率的頻度分佈

Fig. 1. Frequency distribution of pollen fertility of 4 F_2 populations of CMS lines crossed with Rf lines in rice.

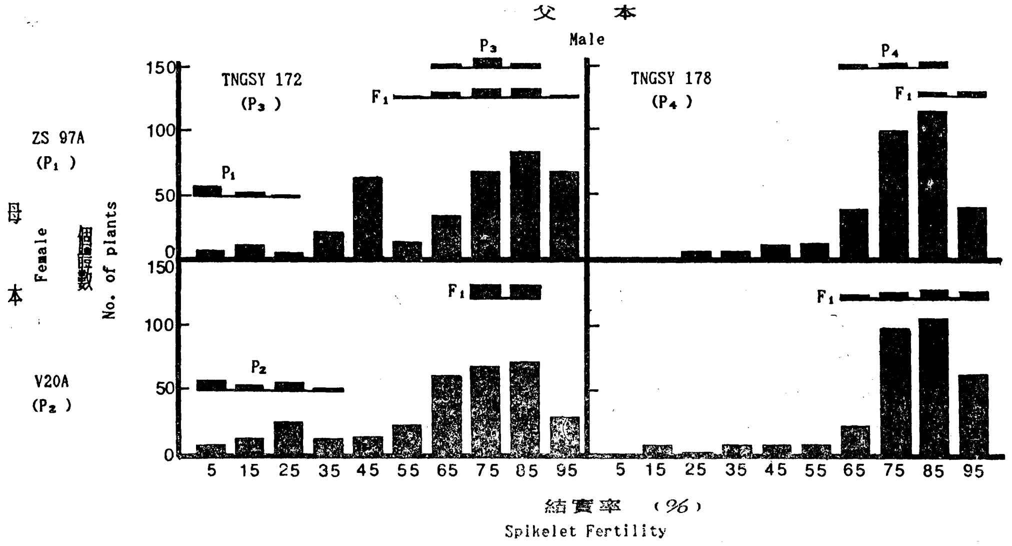

圖2. 稻雄不稔系與稔性恢復系雜交的四個F_2集團結實率的頻度分佈

Fig. 2. Frequency distribution of spikelet fertility of 4 F_2 populations of CMS lines crossed with Rf lines in rice.

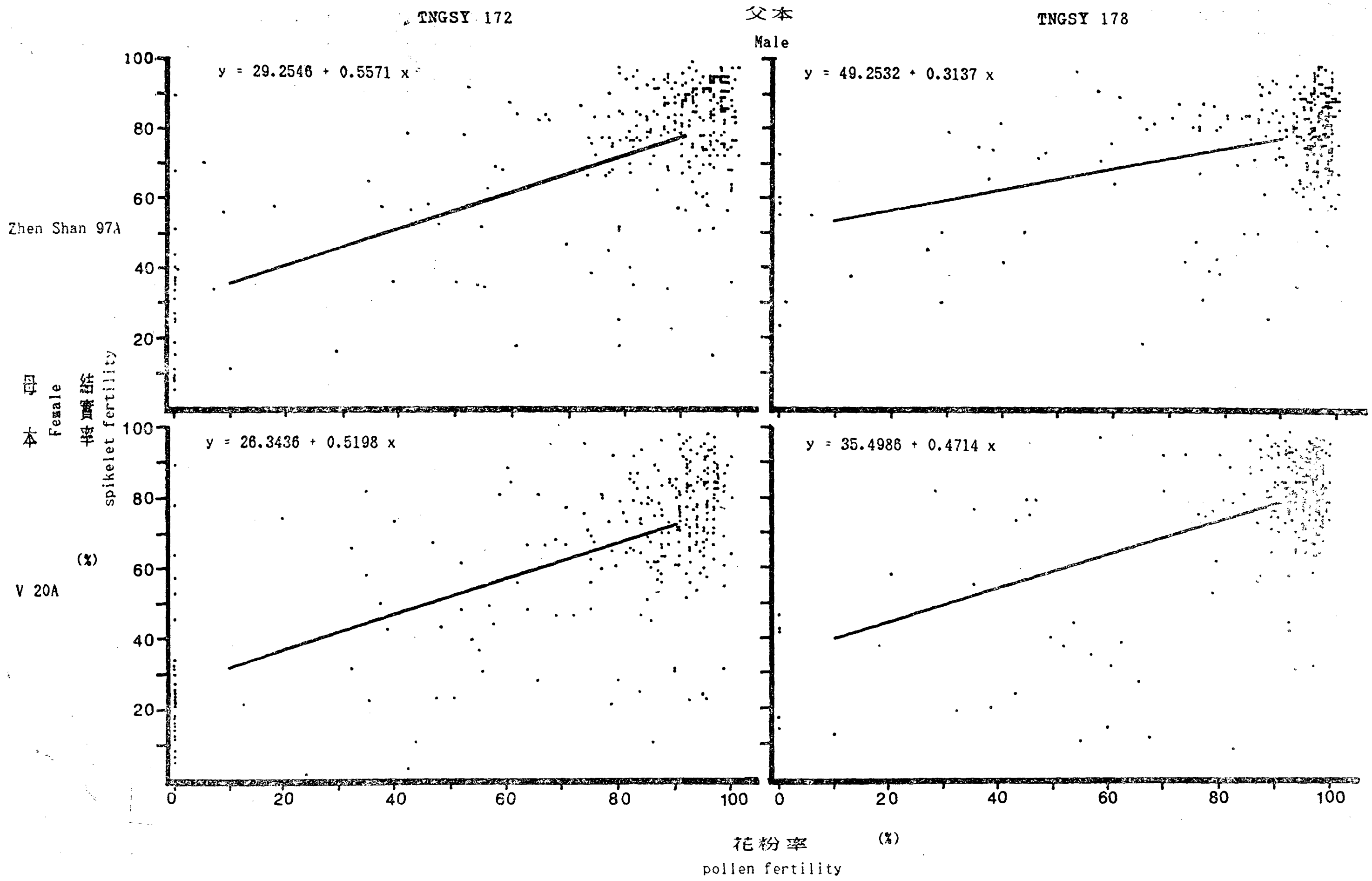

圖3. 稻雄不稔系與稔性恢復系雜交的四個F_2集團花粉率與結實率的相關分佈

Fig. 3. Correlation between and scarttering diagram of pollen fertility and spikelet fertility of 4 F_2 populations of CMS lines crossed with Rf lines in rice.

分布較臺農秈育 172爲父本者偏向高結實率；二個母本對結實率的分布稍有影響，但仍遠不如父本的影響力。

按理推論，不同不稔系具有同一型細胞質，對同一稔性恢復系之反應，應不會有太大的差異，但事實上，可恢復Zhen Shan 97A稔性的稔性恢復親對於其它同屬 WA 型細胞質的雄不稔品系，不見得有相同的恢復能力[2]。由表 6 和圖 3 的資料比較，就父本言，以臺農秈育 172爲父本的組合在花粉率與結實率之間有較高的相關；就母本言，以 V20A 爲母本的組合在此二性狀間有較高的相關，顯然稔性恢復基因在F_2集團的花粉率和結實率的作用上，相當受親本基因型的影響。

雖然供試F_2集團之花粉率與結實率兩者有極顯著的相關，但由兩者之分布圖可發現少數個體之花粉率與結實率恰好呈負相關。花粉率高而結實率低者可能是該株的基因型組合對環境不適應或雌蕊器官發育不正常所至。花粉稔性低而結實率偏高者可能是由於天然雜交造成。

父本的稔性恢復基因對數之估算

以酒井氏方法從花粉率和結實率的遺傳變方資料估算稔性恢復基因的對數如表 2 ：根據花粉率的

表2. 以Sakai氏法（1952）的遺傳變方估算細胞質雄不稔稔性恢復基因之數目（TARI, 1985）

Tab. 2. Estimated number of Rf-genes in rice by Sakai (1952) genetic variance method.

Cross Combination		Estimated Gene Number	
CMS Female	Rf Male	Pollen Fertility	Spikelet Fertility
Zhen Shan 97A	TNGSY 172	2.99	2.49
Zhen Shan 97A	TNGSY 178	4.16	13.89
V20A	TNGSY 172	2.41	2.40
V20A	TNGSY 178	5.83	8.34

資料於臺農秈育172可能具有稔性恢復基因 2 至 3 對，臺農秈育178有 4 至 6 對。若根據結實率的資料估算，則臺農秈育172可能有 2 至 3 對而臺農秈育178有 8 至13對。

綜合花粉率、結實率的頻度分布（圖 1 、 2 ）和酒井氏法估算所得的基因對數，假設臺農秈育172具有 3 對顯性的細胞質雄不稔性之稔性恢復基因，而臺農秈育178具有 4 對顯性的細胞質雄不稔性之稔性恢復基因，且基因間具有互補及相加等作用。當表現型僅具有一個顯性稔性恢復基因時，其恢復能力很弱或近乎無能力。當表現型具有兩個顯性的稔性恢復基因時，因互補作用而恢復能力提高至45%以上。當表現型具有三個或以上的顯性的恢復基因時，因加性作用使恢復能力提高至原親本的水準。以此假設之條件推論：臺農秈育172爲父本的雜交組合 F_2 的理論分離比應爲 1 ： 3 ： 3 ： 3 ： 9 ： 9 ： 9 ：27，按前述條件下顯出的表現型理論分離比則爲10：54（無顯性基因和一個顯性基因：兩個和三個顯性基因）或爲10：27：27（無和一個顯性基因：兩個顯性基因：三個顯性基因）。以臺農秈育178爲父本的雜交組合 F_2 的理論分離比應爲 1 ： 3 ： 3 ： 3 ： 3 ： 9 ： 9 ： 9 ： 9 ： 9 ： 9 ：27 ：27：27：27：81，上述假設條件下的表現型理論分離比則爲13： 243 （無顯性基因和一個顯性基因：兩個以上的顯性基因）或爲13：54： 189 （無和一個顯性基因：兩個顯性基因：三個以上的顯性基因）。在上述假設的條件，參照頻度分布圖，將花粉率以45%爲基準劃分成理論分離比各爲10：54及13：243或以45%、91%爲基準劃分成理論分離比10：27：27及13：54：189，並做各分離組的實測頻和度理論頻度的卡方適合性測驗，結果示如表 3 。無論是以45%爲基準劃分成爲假設理論比10：54或13：243，或是以45%和91%爲基準劃分成爲假設的理論比10：27：27或13：54，：189適合性測驗的卡方值都未達 5 %機率顯著水準，符合於假設。

表3. 稻細胞質雄不稔系與稔性恢復系雜交4個F_2集團的花粉率與理論分離比之適合性測驗 (TARI, 1985)

Tab. 3. Chi-square test for fitness of observed and theoretical segregation ratios of pollen fertility in 4 F_2 populations of cytoplasmic male sterile lines crossed with Rf lines.

Cross Combination		Segregation of Pollen Fertility						
CMS Female	Rf Male	I[1]		X^2	II[1]			X^2
		0-45%	45-100%	(probability)	0-45%	45-91%	91-100%	(Probability)
Theoretical Segregation Ratio of 3 pairs of Rf Gene		(10	: 54)		(10	: 27	: 27)	
Zhen Shan 97A	TNGSY 172	41	270	1.2273 (.30-.20)	41	134	136	1.4217 (.50-.40)
V20A	TNGSY 172	54	262	0.4084 (.60-.50)	54	130	132	0.5284 (.80-.70)
Theoretical Segregation Ratio of 4 pairs of Rf Gene		(13	: 243)		(13	: 54	: 189)	
Zhen Shan 97A	TNGSY 178	18	296	0.1597 (.70-.66)	18	72	224	1.0305 (.60-.50)
V20A	TNGSY 178	17	299	0.0135 (.95-.90)	17	66	233	0.0634 (.98-.95)

[1] I represents the classification of pollen fertility based on the asumption of<=1Rf : >=2Rf, and II represents based on<=1Rf : 2Rf : >=3Rf.

結實率的分離情況較花粉率來的複雜一些，母本已有相當的影響，使分離組劃分的基準不像花粉率的劃分基準那樣單純。由於母本的影響，Zhen Shan 97A為母本的組合以45%、V20A為母本的組合以40%為基準，將兩組的比率劃分成10：54及13：243。若再細分成10：27:27或13：54：189三種分離

表4. 稻細胞質雄不稔系與稔性恢復系雜交4個F_2集團的結實率與理論分離比之適合性測驗 (TARI, 1985)

Tab. 4. Chi-square test for fitness of observed and theoretical segregation ratios of spikelet fertility in 4 F_2 populations of cytoplasmic male sterile lines crossed with Rf lines.

Cross Combination		Segregation of Spikelet Fertility			
CMS Female	Rf Male	I[1]	X^2	II[2]	X^2
		0%…[X]…100%	(probability)	0%…[X]…[Y]…100%	(Probability)
Theoretical Segregation Ratio of 3 pairs of Rf Gene		(10 : 54)		(10 : 27 : 27)	
Zhen Shan 97A	TNGSY172	[X=45] 48 276	0.1057 (.80-.70)	[X=45] [Y=83] 48 140 136	0.2198 (.90-.80)
V20A	TNGSY172	[X=40] 56 265	0.6748 (.50-.40)	[X=40] [Y=75] 56 130 135	0.8992 (.70-.60)
Theoretical Segregation Ratio of 4 pairs of Rf Gene		(13 : 243)		(13 : 54 : 189)	
Zhen Shan 97A	TNGSY178	[X=45] 15 307	0.0467 (.90-.80)	[X=45] [Y=72] 15 66 241	0.2112 (.90-.80)
V20A	TNGSY178	[X=40] 18 304	0.0850 (.80-.70)	[X=40] [Y=75] 18 72 232	0.5490 (.80-.75)

[1] I represents the classification of pollen fertility based on the asumption of<=1Rf : >=2Rf, and II represents based on<=1Rf : 2Rf : >=3Rf.

比，則於V20A爲母本組合的劃分基準各爲40%和75%，但於 Zhen Shan 97A 爲母本的組合甚難以同一基準再加以細分，僅能勉强於Zhen Shan 97A／臺農秈育172的組合以45%和83%的基準，而於Zhen Shan 97A／臺農秈育178的組合以45%和72%的基準加予劃分。結實率各分離組的頻度和相對假設理論頻度之卡方適合性測驗結果如表 4 。以 45%爲基準劃分的頻度與理論比 10：54或13：243，在Zhen Shan 97A爲母本之組合的適合性測驗都未達 5 %機率的顯著水準，符合假設。以V20A爲母本的組合用40%爲基準劃分的頻度與理論比10：54或13： 243 之適合性測驗亦都未達 5 %機率之顯著水準，符合假設。又於Zhen Shan 97A／臺農秈育172組合，以45%和83%爲基準劃分的頻度與理論比10：27：27之適合性測驗，而於Zhen Shan 97A／臺農秈育178組合，以45%和72%爲基準劃分的頻度與理論比13：54：189，及以V20A爲母本的兩個組合用40%和75%爲基準劃分的頻度與理論比10：27：27或13：54：189的適合性測驗的卡方值都未達 5 %機率顯著水準，符合假設。

又假設兩父本的稔性恢復能力皆受兩對基因控制，且這兩對基因都爲完全顯性時，F_2集團不稔株（低於45%）與稔性株的分離比應爲 1 ：15；或一對完全顯性而另一對爲不完全顯性時，則F_2集團不稔和半不稔株（低於75%）與稔性株的分離比應爲 4 ：12。由此假設的頻度與實測頻度之卡方適合性測驗結果如表 5 所示。以臺農秈育 178爲父本之組合，其花粉率和結實率都可以符合於兩對完全顯性基因而分離比爲 1 ：15之假設。以臺農秈育172爲父本之組合則除以V20A爲母本時的結實率外，其餘

表5. 稻細胞質雄不稔系與稔性恢復系雜交4 個F_2集團假設有二個Rf基因時的花粉率與結實率理論分離比之適合性測驗（TARI, 1985）

Tab. 5. Chi-square test for fitness of observed and theoretical segregation ratios of pollen and spikelet fertilities under a two gene assumption in 4 F_2 populations of cytoplasmic male sterile lines crossed with Rf lines.

Cross Combination		I[1]			II[1]		
CMS Female	Rf Male	1	15	X^2 (Probability)	4	12	X^2 (Probability)
Pollen Fertility		0-45%	45-100%		0-75%	75-100%	
Zhen Shan 97A	TNGSY 172	41	270	26.7114 (<0.0005)	67	244	1.8017 (.40-.30)
V20A	TNGSY 172	54	262	65.2185 (<0.0005)	88	228	1.5232 (.30-.20)
Zhen Shan 97A	TNGSY 178	18	296	0.0688 (.80-.70)	37	277	28.5520 (<0.0005)
V20A	TNGSY 178	17	299	0.2734 (.70-.60)	40	276	25.0168 (<0.0005)
Spikelet Fertility		0-45%	45-100%		0-65%	65-100%	
Zhen Shan 97A	TNGSY 172	48	276	42.0378 (<0.0005)	75	249	0.4998 (.50-.40)
V20A	TNGSY 172	60	261	86.9385 (<0.0005)	115	206	19.4901 (<0.0005)
Zhen Shan 97A	TNGSY 178	15	307	1.1337 (.30-.20)	47	275	18.0372 (<0.0005)
V20A	TNGSY 178	23	299	0.6037 (.50-.40)	42	280	23.9171 (<0.0005)

[1] I under an assumption of two completely dominant gene.
II under an assumption of one completely dominant gene and one partially dominant gene.

尚可符合於一對完全顯性而另一對爲不完全顯性並呈 4 ：12分離比之假設。但此兩對基因之假設所獲得之結果與前述三對及四對基因的假設相比，顯然較不周延而可信度較低。

以上試驗結果與以往的研究及其他學者的研究報告不儘相同，Huang et al[(7)] 指出 IR21931-78-2-2及臺農秈育15最少有 1 對顯性基因可恢復Zhen Shan 97A(WA)細胞質雄不稔的稔性。 Young

and Virmani [16] 發現IR54具有 2 對顯性獨立的基因可恢復Zhen Shan 97A 細胞質雄不稔性，且其中一對的稔性恢復能力較另一對爲强。Raj and Siddiq [12] 分析10個Zhen Shan 97A 和V20A爲母本的F_2集團，發現不同的父本所具有的稔性恢復基因數並不一樣，如IR26、IR50、Pusa37-3 等均具有 1 對，Pusa 245-51-1具有互補的 2 對基因，IR19793-25-2-2-2、Mijingem、NDC 28、IET 4141、NDC30及IR9761-19-1等則有 3 對，並建議稔性恢復作用中存在著修飾基因（Modifier）的可能性。Li and Yuan [8] 分析IR24及其親緣有關品種的資料，認爲IR24具有 2 對獨立的顯性稔性恢復基因，其中一對來自Cina，另一對則來自SLO 17，它們的作用能力不一樣而有累加性的效果。各學者對WA型細胞質作用之稔性恢復基因的遺傳研究結果，有相似之處，但不儘相同。造成此種差異結論的原因，除了各試驗所用的父本材料不一樣外，稔性程度劃分的標準不一，可能使結論有所不同，如Huang et al [7] 結實率劃分的範圍是 0 —40和40—100。Young and Virmani [16] 結實率劃分的範圍是 0 — 1 、 1 —30、30—50及50—100。Li and Yuan [8] 除在不同母本時採用不同劃分標準外，部份母本相同而父本不同的組合劃分標準亦採機動方式，以 Zhen Shan 97A 爲母本組合的劃分範圍大致是 0、0—60、60—80、80—100。本試驗在花粉率的劃分範圍全固定於 0 —45、45—91、91—100；在結實率方面，以V20A爲母本的組合固定於 0 —40、40—75、75—100，以Zhen Shan 97A 爲母本的組合則採 0 —45、45-X、X-100，X 隨父本之不同而稍有改變。由於結實率的表現較花粉率所受的環境影響因子爲多，如花粉率於抽穗期調查，本身是單元體，表現上自然較結實率於成熟收穫後調查及雙元結合子的表現，來的單純。除此之外，各地區不同的栽培環境及不同年期的調查資料亦可能造成結論的偏移。曾和黃 [2] 研究雜種水稻的組合力發現，不同期作環境對不同雜種組合的結實率，有不同程度的影響。Liu [10] 報告不同雜交組合對不同溫度的反應趨勢不一，使雜種的稔性於不同環境時有顯著的差異。此外，水稻品種間雜種不稔性本來就是一個複雜的遺傳現象，除稔性恢復基因作用之外，可能有配子發育基因、稔性基因、微小的染色體構造差異的影響等 [11] ，除非有整體性的考慮，否則難有比較決定性的結論。利用遺傳雙方估算數量性狀的基因對數，大多數的公式都有相當嚴格的條件限制，特別是顯性、上位性及連鎖現象 [1] ，但酒井氏 [6] 考慮到多數性狀遺傳之基因作用均是顯性，因此修正Castle-Wright的估算法，使無連鎖關係和上位性但有完全顯性或部份顯性的性狀亦可運用此法來估算基因對數。雖然有部分學者不盡贊同酒井氏修正的公式並懷疑其實用性 [1] ，但本試驗在顯性作用前題下以酒井氏這個公式估算稔性恢復基因的對數，其結果（表 2 ）仍有參考價值。

稔性恢復基因與其它性狀之相關

Huang et al [7] 報告部份細胞質雄不稔的雜交 F_2世代的結實率與穀粒內外穎的顏色有相當的關連，本試驗就現有材料再觀察比較，結果如表 6 所示。除V20A／臺農秈育178組合的內外穎顏色和花

表6. 2 個不稔系與 2 個Rf系雜交F_2集團的花粉率、結實率與內外穎顏色間之相關係數（TARI, 1985）
Tab. 6. Correlation coefficients between pollen fertility, spiklelet fertility and lemma-pelea color in 4 F_2 populations of CMS lines crossed with Rf lines.

Character	F_2 Combination	Spikelet Fertility	Lemma-Palea Color
Pollen Fertility	Zhen Shan 97A/TNGSY 172	0.7358**	−0.1445
	Zhen Shan 97A/TNGSY 178	0.4452**	−0.0985
	V20A /TNGSY 172	0.7613**	0.1132
	V20A /TNGSY 178	0.5422**	−0.4041**
Spikelet Fertility	Zhen Shan 97A/TNGSY 172		−0.1640
	Zhen Shan 97A/TNGSY 178		0.0484
	V20A /TNGSY 172		0.0920
	V20A /TNGSY 178		−0.4496**

** p=0.01

粉率及結實率有極顯著之相關外，其餘 3 個F_2集團都無顯著的相關。就整體言，內外穎顏色與花粉率或結實率之間，並無可信賴的關連存在。 Zhen Shan 97A和V20A 兩細胞質雄不稔系的莖基，稃尖和柱頭都呈現紫色，也許這些部位的顏色與稔性恢復之間存有某些關連。稃尖色與柱頭色在本試驗 4 個F_2集團的所有樣品內都無分離個體的出現，可視爲同一基因的表現。本試驗的資料顯示（表 7）：莖基色和稃尖柱頭色各受一對主效基因控制，而紫色爲完全顯性（表 1），且莖基色與稃尖柱頭色呈

表7. 稃尖柱頭色與莖基色之遺傳分析 (TARI, 1985)

Tab. 7. Genetic analysis of apiculus, stigma color and basal-leaf color.

Cross Combination[1] ♀	♂	Character	Segregating Mode (3 : 1) AA Aa aA	aa	X^2 for goodness of fitness	Probability
P_1	P_3	Apiculus, Stigma Color	231	89	1.2042	0.30-0.20
		Basal-leaf Color	239	85	0.2016	0.70-0.60
P_1	P_4	Apiculus, Stigma Color	219	102	7.5026	0.01-0.05
		Basal-leaf Color	223	97	4.5375	0.05-0.25
P_2	P_3	Apiculus, Stigma Color	237	83	0.1042	0.80-0.70
		Basal-leaf Color	242	79	0.0093	0.95-0.90
P_2	P_4	Apiculus, Stigma Color	243	79	0.0166	0.90-0.80
		Basal-leaf Color	242	78	0.0375	0.90-0.80

[1] P_1 : Zhen Shan 97A, P_2 : V20A, P_3 : TNGSY172, P_4 : TNGSY178

表8. 4 個F_2集團的莖基色與稃尖、柱頭色之連鎖遺傳 (TARI, 1985)

Tab. 8. Linkage relation between basal leaf sheath color and apiculus color or stigma color in 4 F_2 populations.

Character	Phenotype ♀	♂	Segregating type AB	Ab	aB	ab	X^2 for Independent (Probability)	Crossing Over Value	X^2 for Fitnese (Probability)
Apiculus & Stigma Color Basal-leaf Color	P_1[1] Purple (AA) Purple (BB)	P_3 Green Green	225	6	10	79	240.1390 (<0.0005)	0.0483	1.9468 (0.70-0.50)
Apiculus & Stigma Color Basal-leaf Color	P_2 Purple (AA) Purple (BB)	P_3 Green Green	233	4	8	75	255.2217 (<0.0005)	0.0360	1.4728 (0.70-0.50)
Apiculus & Stigma Color Basal-leaf Color	P_1 Purple (AA) Purple (BB)	P_4 Green Green	206	11	16	86	202.1794 (<0.0005)	0.0805	8.2848 (0.05-0.02)
Apiculus & Stigma Color Basal-leaf Color	P_1 Purple (AA) Purple (BB)	P_4 Green Green	239	2	3	76	288.4326 (<0.0005)	0.0155	0.2424 (0.98-0.95)

[1] P_1 : Zhen Shan 97A, P_2 : V20A, P_3 : TNGSY172, P_4 : TNGSY178

現緊密的連鎖。在供試的 4 個F_2集團，莖基色與稃尖柱頭色連鎖之重組合值介於0.016至0.081之間。由於此三個性狀的表現可能爲兩個極緊密連鎖的基因控制，故對此三個性狀和花粉率或結實率的關連探討上，僅選用莖基色作代表。莖基色與花粉率的關連測驗結果如表 9 ，與結實率的關連測驗結果如表10所示。4 個F_2集團的莖基色、花粉率及結實率的獨立性卡方測驗，都未達顯著的 5 %機率，顯示

表9. 2 個不稔系與 2 個 Rf 系雜交之 F_2 集團的莖基色與花粉率之獨立測驗 (TARI, 1985)

Tab. 9. Test of independence between basal-leaf-sheath color and pollen fertillity of 4 F_2 populations of CMS lines crossed with Rf lines.

Character	Phenotype ♀	Phenotype ♂	Segregating type[2] (Ratio) >AB	>Ab	aB	ab	X^2 for Independence (Probability)	X^2 for Fitness (Probability)
Pollen Fertility Basal-leaf Color	P_1 [1] msrf Purple (B)	P_3 Rf (AAA) Green	(162) 198	(54) 72	(30) 29	(10) 12	0.0259 (0.90-0.80)	2.1541 (0.60-0.50)
Pollen Fertility Basal-leaf Color	P_2 msrf Purple (B)	P_3 Rf (AAA) Green	(162) 196	(54) 66	(30) 42	(10) 12	0.0825 (0.80-0.70)	0.7615 (0.90-0.80)
Pollen Fertility Basal-leaf Color	P_1 msrf Purple (B)	P_4 Rf (AAAA) Green	(729) 204	(243) 90	(39) 13	(13) 5	0.0001 (.9995-0.99)	5.2961 (0.40-0.30)
Pollen Fertility Basal-leaf Color	P_1 msrf Purple (B)	P_4 Rf (AAAA) Green	(729) 228	(243) 69	(39) 10	(13) 7	1.9288 (0.20-0.10)	3.0962 (0.40-0.30)

[1] P_1 : Zhen Shan 97A, P_2 : V20A, P_3 : TNGSY172, P_4 : TNGSY178

[2] ">A"represens two and more dominant Rf genes, while"a"represents none and one dominant Rf gene.

表10. 2 個不稔系與 2 個Rf系雜交之F_2集團的莖基色與結實率之獨立測驗 (TARI, 1985)

Tab. 10. Test of independence between basal-leaf-sheath color and spikelet fertility of 4 F_2 populations of CMS lines crossed with Rf lines.

Character	Phenotype ♀	Phenotype ♂	Segregating type[2] (Ratio) >AB	>Ab	aB	ab	X^2 for Independence (Probabitity)	X^2 for Fitness (Probability)
Spikelet Fertility Basal-leaf Color	P_1 [1] msrf Purple (B)	P_3 Rf (AAA) Green	(162) 206	(54) 70	(30) 33	(10) 15	0.4598 (0.50-0.40)	1.1290 (0.80-0.70)
Spikelet Fertility Basal-leaf Color	P_2 msrf Purple (B)	P_3 Rf (AAA) Green	(162) 199	(54) 66	(30) 43	(10) 13	0.0093 (0.95-0.90)	0.9145 (0.90-0.80)
Spikelet Fertility Basal-leaf Color	P_1 msrf Purple (B)	P_4 Rf (AAAA) Green	(729) 212	(243) 93	(39) 11	(13) 4	0.0007 (0.99-.975)	5.0480 (0.20-0.10)
Spikelet Fertility Basal-leaf Color	P_1 msrf Purple (B)	P^4 Rf (AAAA) Green	(729) 226	(243) 76	(39) 16	(13) 2	1.1377 (0.30-0.20)	2.2542 (0.40-0.30)

[1] P_1 : Zhen Shan 97A, P_2 : V20A, P_3 : TNGSY172, P_4 : TNGSY178

[2] ">A"represens two and more dominant Rf genes, while"a"represents none and one dominant Rf gene.

它們是獨立的。再就配合理論分離模式的卡方適合性測驗，亦都未達顯著的 5 %機率，證實了莖基色、稃尖柱頭色與花粉率或結實率之間並無關連存在。由於細胞質雄不稔的稔性恢復基因有關連的研究並不多，具實用價值而可供選拔指標的性狀，到目前幾乎沒有。雖然 Huang et al [7] 曾指出莖基色、內外穎顏色和結實率似有連鎖關係存在。但本試驗的結果顯示，4 個F_2組合中僅有 1 個其內外穎顏色與花粉率或結實率有極顯著的相關，其它組合的內外穎顏色和所有組合的莖基色、稃尖色及柱頭色與花粉率或結實率都無相關。因此以莖基色或內外穎顏色當做爲細胞質雄不稔的稔性恢復基因之指標可信度不大。供試兩細胞質雄不稔品系都具有紫色的莖基色、稃尖色和柱頭色，而這些呈色的性狀均爲顯性，故回交轉移細胞質過程中若非特別注意，則育成帶色性狀的細胞質雄不稔品系的機率將高於不帶色者。又本試驗的 4 個F_2集團的內外穎顏色均幾乎連續性的常態分布，可能使相關的統計結果不明確，造成部分有顯著相關而部分無相關的結果。另外，Raj and Siddiq [12] 發現可溶性蛋白質、脂酶同功酵素 (esterase isoenzyme) 和兩種氨基酸，proline、aspartic acid在雄不稔品系和其維持親的成熟花藥中，有顯著的差異，此項資料對雄不稔機制的研究或有所助益，但作爲育種選拔之實用價值則相當渺小。

綜合言之，同屬WA型細胞質雄不稔之兩個母本被同一父本恢復稔性之趨勢類似，但同一不稔系受不同父本恢復稔性的趨勢並不一樣。以酒井氏 [6] 的遺傳變方估算稔性恢復基因對數，臺農秈育178可能最少具有四對顯性之稔性恢復基因，臺農秈育 172亦可能至少具有三對顯性稔性恢復基因。由供試材料之資料推測，這些稔性恢復基因可能有互補及相加性作用，即僅有一個顯性基因時只能恢復花粉率至 45 %，有二個顯性基因時可恢復稔性 45 %至91%，而有三個或三個以上之顯性基因時，其稔性可完全恢復至正常有如父本者。根據此項假設，以三對和四對基因的理論分離比與供試之四組F_2集團稔性的實測值比較，結果顯示花粉率的分離狀況與假設之條件相當符合，結實率的分離狀況亦大致符合。F_2集團的花粉率與結實率有極顯著的相關，但其它調查性狀與此二性狀皆無可信賴的關連。

引用文獻

1. 李成章・1983・統計在遺傳育種上之應用 (三) 數量性狀之有效基因數目的估計，科學農業・31：131—139。
2. 曾東海、黃真生・1986・雜種水稻的產量與組合力・中華農業研究・36：151-163。
3. 臺灣省農業試驗所・1984・水稻雜種品種之育成・臺灣省農業試驗所72年報・pp. 11-14.
4. 臺灣省農業試驗所・1985・細胞質雄不稔秈稻稔性恢復系之檢定・臺灣省農業試驗所73年報・pp. 3-4.
5. 岡彥一・1954・雜種不稔性に依る稻品種の分類第 2 報栽培稻の系統發生的分化・育種學雜誌・3(3/4)：1—6。
6. 酒井寬一・1954・植物育種學・pp. 530・朝倉書店・東京。
7. Huang, C. S., T. H. Tseng and C. Liu. 1985. Inheritance of fertility restoration of cytoplasmic male sterility in Indica rice. International Rice Genetics Symposium, 21-31, May, 1985, IRRI Philippines.
8. Li, Y. C. and L. P. Yuan. 1985. Genetic analysis of fertility restoration in male sterility lines of rice. International Rice Genetics Symposium, 27-31, May, 1985 , IRRI, Philippines.
9. Lin, S. C. and L. P. Yuan. 1980. Hybrid rice breeding in China. pp. 35-54. *In* Innovative Approaches to Rice Breeding. IRRI, Los Banos, Philippines.
10. Liu, C. L. 1982. Studies of the effects of high and low temperatures on the fertility of hybrid rice. Hubei Agricultural Science. 10：1-6. (Abstract from Plant Breeding Abstracts, 1983, 53：9473) .
11. OKa, H. I. 1964 . Considerations on the genetic basis of intervarietal sterility in *Oryza sativa*. *In* Rice Genetics and Cytogenetics, R. F. Chandler ed. pp. 158-174. Elsevier, Amsterdam.
12. Raj, K. G. and E. A. Siddiq. 1984. Genetics of fertility restoration and biochemical basis of male sterility-fertility restoration system in rice. Rice Genetics Newsletter, 1：103-104.

13. Shan, J. H. 1980. Rice breeding in China. pp. 9-30. *In* Rice Improvement in China and other Asiancountries, IRRI, Los Banos, Philippines.

14. Virmani, S. S., R. C. Aquino and G. S. Khush. 1982. Heterosis breeding in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 63 : 373-380.

15. Virmani, S. S., R. C. Chaudhury and G. S. Khush. 1981. Current outlook on hybrid rice. Oryza 18 : 67-84.

16. Young, J. B. and S. S. Virmani. 1984. Inheritance of fertility restoration in a rice cross. Rice Genetics newsletter. 1 : 102-103.

Genetic Analysis of Fertility Restoration in Cytoplasmic Male Sterile Indica Rice[1]

C. S. Huang, T. H. Tseng, and C. G. Chern[2]

Summary

Two cytoplasmic male sterile varieties of indica rice, Zhen Shan 97A (P_1) and V20A (P_2) of WA type, were respectively crossed with two fertility restorer lines i.e.Tainung Sen Yuh 172 (P_3) and 178 (P_4), developed by TARI. The parents, F_1 s and F_2 s of four crosses, namely (P_1/P_3), (P_1/P_4), (P_2/P_3)and (P_2/P_4) were investigated for their pollen and spikelet fertilities, basal-leaf, apiculus, stigma and lemma-pelea colors. The pollen and spikelet fertilities of the F_1 s and F_2 s of the crosses having the same restorer male parent showed a similar tendency in the dominant nature of Rf genes and the pattern of segregation. In other words, different male restorers gave different patterns of segregation in these two traits, and different cms female parents gave the same pattern, probably due to their same origin of cytoplasm. At least 3 Rf genes in Tainung Sen Yuh 172 and 4 in Tainung Sen Yuh 178 were estimated by the genetic variance method proposed by Sakai (1952), however, under the assumption of complementary and additive gene effects between these fertility restorer genes. One dominant Rf gene can give the pollen fertility of only 45%, two Rf genes are active for the pollen fertility of 45% to 91% and 3 or more Rf genes give the pollen fertility of more than 91% as normal as their male parents. The observed values at all classes of pollen and spikelet fertilities in the four crosses fitted well with the theoretical segregation ratios based on the above assumption. A highly significant correlation coefficient was found between pollen and spikelet fertilities but not between other traits investigated. A close linkage with crossing over value of 1.6%-8.1% was found between the colors of basal stem and apiculus (stigma) color. The basal leaf color was apparently independent of pollen and spikelet fertilities.

---

1. Contribution No. 1332 from the Taiwan Agricultural Research Institute.
2. Senior Agronomist, Assistant Agronomists, Departnment of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 41301, ROC.